ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 29, 4, 1995

УДК 576.893.161.13 : 595.754

© 1995

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ЖГУТИКОНОСЦА PROTEOMONAS BREVICULA (TRYPANOSOMATIDAE) В ХИЩНЫХ КЛОПАХ СЕМЕЙСТВА NABIDAE (HEMIPTERA)

М. Н. Малышева, А. О. Фролов

Жизненный цикл жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* исследовали в экспериментально зараженных клопах набидах. Показано, что все развитие паразитов протекает в ректуме хозяев. В течение первых 7 сут происходит только эндогенная агломерация паразитов. Вслед за этим часть жгутиконосцев, локализующихся на поверхности ректальных желез, приступает к формированию расселительных стадий – эндомастигот. Два типа клеточных циклов, которые реализуются в жизненном цикле *Proteomonas brevicula*, соответствуют клеточным циклам двух штаммов жгутиконосцев, формирующих лабораторные культуры протеомонад. На ультраструктурном уровне исследованы морфология *P. brevicula* и способ прикрепления паразитов к кутикулярной выстилке задней кишки клопов.

В настоящее время известно уже более 150 видов низших трипаносоматид (Подлипаев, 1990; Wallace, 1966), но лишь у немногих из них: у *Leptomonas ctenocephali*, паразитирующего в кишечнике блох, *Herpetomonas muscarum* и *Crithidia fasciculata* – паразитов двукрылых насекомых и у паразитирующих в кишечнике полужесткокрылых насекомых *Blastocrithidia miridarum, B. triatomae, Leptomonas oncopelti* и *L. pyrrhocoris*, жизненные циклы исследованы более или менее полно (Фролов, 1987а–1987в; Фролов, Скарлато, 1987–1989; Becker, 1923; Clark e. a., 1964; Lauge, Nishioka, 1977; McGhee, Hanson, 1962; Molyneux, 1977, 1983; Wenyon, 1926).

Жизненный цикл низших трипаносоматид из рода *Proteomonas* неизвестен. Практически все исследования этих жгутиконосцев, включая и собственно описание рода (Подлипаев и др., 1990), выполнены главным образом на живых культурах паразитов, которые поддерживаются в лаборатории на искусственных питательных средах (Фролов, Малышева, 1989а, 1989б, 1990). Цель настоящей работы состояла в изучении жизненного цикла одного из представителей этого рода – жгутиконосца *Proteomonas brevicula*, паразитирующего в пищеварительной системе хищных клопов из сем. Nabidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Культура жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* ведется в лаборатории на жидкой питательной среде неопределенного состава КГДЭ. Все эксперименты по заражению клопов проводились с использованием клонального материала. Клоны жгутиконосцев получали на плотной питательной среде, как это было описано ранее (Фролов, Малышева, 1989а).

Работа по экспериментальному заражению насекомых трипаносоматидами выполнена на трех видах клопов из сем. Nabidae: *Nabis brevis* Scholtz., *Nabicula*

Экспериментальное заражение трех видов клопов набид двумя штаммами *Proteomonas brevicula*

Experimental infection of three bug species of Nabids with two strains of *Proteomonas brevicula*

Штаммы *Pr. brevicula*	Вид и возраст клопов-хозяев					
	Nabis brevis		*Nabicula flavomarginata*		*Nabicula limbata*	
	L	Im	L	Im	L	Im
NBrA	0	3/0	0	0	2/0	2/0
NBrB	0	14/8	5/4	1/1	3/2	2/2

Примечание. L – личинки, Im – имаго клопов-хозяев; через дробь показано отношение числа насекомых, подвергавшихся заражению, к числу заразившихся особей.

limbata Dhlb. и *Nabicula flavomarginata* Scholtz. В экспериментах использовали имаго и личинок клопов третьего–четвертого возрастов (см. таблицу). Сбор клопов проводили весной–осенью 1993–1994 гг. в Ленинградской (ст. Старый Петергоф и пос. Сосново) и Псковской (пос. Ляды) областях. После отлова насекомых рассаживали в отдельные чашки Петри, снабженные поилками. Клопов кормили персиковой (*Myzodes persicae*) и гороховой (*Acyrthosiphon pisum*) тлями, культуры которых ведутся в Зоологическом институте. Пойманные насекомые проходили карантин не менее 5–7 сут. В течение этого времени ежедневно экскременты клопов микроскопировали с целью возможного выявления стадий развития трипаносоматид. Для экспериментов были отобраны только те насекомые, у которых не была выявлена природная зараженность трипаносоматидами.

Для заражения клопов суспензию клеток жгутиконосцев *P. brevicula* наносили на поверхность поилки. После того как насекомые пили или хотя бы зондировали поверхность поилки, вода в ней заменялась на свежую.

Вскрытие клопов проводили по методике, описанной ранее (Фролов, Малышева, 1989а), в растворе жидкой питательной среды КГДЭ. Содержимое кишечника изучали по отделам: пищевод, средняя кишка, ректум. Отдельно препарировали слюнные железы и мальпигиевы сосуды и микроскопировали гемолимфу. Сухие мазки из различных отделов кишечника высушивали на воздухе и фиксировали 96 %-ным этанолом, после чего окрашивали по Романовскому–Гимза.

Для изучения в сканирующем и просвечивающем электронных микроскопах особенностей локализации жгутиконосцев в кишечнике хозяина клопов на 7-е сутки заражения вскрывали, кусочки кишечника фиксировали 1.5 %-ным глутаральдегидом в 0.1 M какодилатном буфере (1 ч, 0°), затем их промывали 0.1 M какодилатным буфером, содержащим 5 % сахарозы, и постфиксировали 2 %-ным OsO_4 (1 ч, 0°). После этого материал обезвоживали. Для просвечивающей электронной микроскопии кусочки кишечника насекомых заключали в смесь аралдита с эпоном. Срезы получали на ультрамикротоме LKB-III и изучали в электронном микроскопе JEM-100S. Для сканирующей электронной микроскопии обезвоженный материал проводили через критическую точку, затем кусочки кишки препарировали и напыляли слоем платины на установке Eiko-5 и изучали в микроскопе Hitachi S-570 SEM.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* в культуре. Как было показано ранее (Фролов, Малышева, 1989а; 1989б; 1990), исходная культура *Proteomonas brevicula*, выделенная из кишечника хищного клопа *Nabis brevis*, при клонировании легко разделяется на два штамма жгутиконосцев, которые были обозначены как NBrA и NBrB. Жгутиконосцы из этих штаммов различаются между собой ходом их клеточных циклов и рядом морфологических признаков настолько очевидно, что первоначально были ошибочно отнесены к двум различным видам трипаносоматид (Фролов, Малышева, 1989а).

В штамме NBrA жгутиконосцы представлены крупными, неподвижными, округлыми клетками, ундулиподии которых не выходят за пределы жгутикового кармана (рис. 1, *1, 2*; см. вкл.). Эти крупные эндомастиготы делятся путем продольных бинарных делений. На поверхности плазматической мембраны крупных эндомастигот из штамма NBrA, культивируемых как на жидкой, так и на плотной питательных средах, обнаружен мощный слой структурированного гликокаликса (рис. 1, *1, 2*).

Для жгутиконосцев из штамма NBrB характерен гетероморфный клеточный цикл. Промастиготы (рис. 1, *3*), приступая к делению, постепенно втягивают свои жгутики вглубь жгутикового кармана и после завершения цитокинеза формируют две мелкие эндомастиготы (рис. 1, *4*). Для мелких эндомастигот характерен определенный период покоя, по завершении которого происходит трансформация эндомастигот в промастиготы. Эндомастиготы штамма NBrB обладают длинным жгутиковым карманом, петлеобразно огибающим ядро. На поверхности плазмалеммы промастигот и эндомастигот жгутиконосцев из штамма NBrB гликокаликс не обнаружен (рис. 1, *3, 4*).

Экспериментальное заражение клопов. Все попытки заразить клопов жгутиконосцами *Proteomonas brevicula* из штамма NBrA оказались безуспешны. Через 24 ч и на более поздних сроках после начала эксперимента живых жгутиконосцев не удавалось обнаружить ни в фекалиях, ни в кишечнике хозяев.

Из 25 особей клопов, подвергшихся экспериментальному заражению жгутиконосцами штамма NBrB, у 17 насекомых наблюдалось развитие инвазии. Результаты экспериментов контролировали двумя способами: микроскопированием экскрементов зараженных насекомых и микроскопированием содержимого их кишечника (после вскрытия). Контроль осуществляли через 24, 48, 120, 144, 168 и 216 ч после заражения. Результаты экспериментов по заражению клопов жгутиконосцами *Proteomonas brevicula* представлены в таблице.

В фекалиях клопов жгутиконосцы появлялись уже в 1-е сутки после начала эксперимента. В течение 7 сут с момента заражения во внешнюю среду с экскрементами клопов выводились только промастиготы. Лишь на 8–9-е сутки в экскрементах зараженных клопов появлялись мелкие эндомастиготы.

Уже через 24 ч после заражения большая часть жгутиконосцев сосредоточена в ректуме клопов, а в зобе и средней кишке встречаются лишь единичные промастиготы. Через 48 ч жгутиконосцев удается обнаружить только в ректуме. часть из них прикрепляется к его стенкам, локализуясь в области ректальных желез, часть – остается свободной. Прикрепленные жгутиконосцы имеют округлую форму. На поздних сроках заражения прикрепленные жгутиконосцы сплошным

≪ковром≫ покрывают ректальные железы, свободные промастиготы присутствуют в незначительном количестве. Мелкие эндомастиготы появляются в ректуме лишь на 7–8-е сутки. В гемолимфу, слюнные железы и мальпигиевы сосуды жгутиконосцы не проникают.

На разных сроках заражения делали слепой посев feces клопов на искусственную среду КГДЭ с антибиотиком. Полученные таким образом культуры жгутиконосцев *P. brevicula* по своему клеточному составу были полностью идентичны тем, которыми заражали клопов: в них обнаруживались только промастиготы и мелкие эндомастиготы, характерные для штамма NBrB.

Все три вида клопов набид, использованных в экспериментах: *Nabis brevis* Scholtz., *Nabicula limbata* Dhlb. и *Nabicula flavomarginata* Scholtz., одинаково успешно заражались жгутиконосцами *P. brevicula* из штамма NBrB. Вне зависимости от видовой принадлежности и возраста хозяев развитие паразитов в них протекало сходным образом, и на 7–8-е сутки после начала эксперимента в ректуме появлялись расселительные стадии этих трипаносоматид – мелкие эндомастиготы.

Способ передачи инвазии. Для выяснения способа передачи инвазии незараженных клопов пересаживали в садки, в которых перед этим (не менее 7–8 сут) содержались искусственно зараженные особи. Таким способом были заражены два клопа из четырех, использованных в эксперименте. Уже через сутки после помещения насекомых в садки в их фекалиях были обнаружены жгутиконосцы. В последующие дни в ректуме клопов развивалась типичная для *P. brevicula* инвазия.

Исследования в сканирующем электронном микроскопе. В ректуме зараженных клопов можно наблюдать как жгутиконосцев, прикрепленных к поверхности клеток кишечного эпителия, так и свободнолежащих промастигот и мелких эндомастигот (рис. 2, *1–4*; см. вкл.). Прикрепленные жгутиконосцы обычно имеют округлую или овальную форму, но встречаются и удлиненные клетки. Паразиты локализуются главным образом на поверхности ректальных желез (рис. 2, *3*). Интересен способ прикрепления жгутиконосцев к кутикулярной выстилке этого отдела пищеварительной системы клопов. Основание свободной (выходящей из жгутикового кармана) части жгутика слегка вздуто и плотно прилегает к субстрату, а его дистальная часть, также прилегающая к кутикулярной выстилке, формирует отростки различной протяженности и диаметра (рис. 2, *4*). На поверхности жгутиконосцев, прикрепленных к стенке ректума, формируется мощный слой гликокаликса (рис. 2, *1, 3*). В местах скоплений жгутиконосцев гликокаликс близлежащих особей сливается, заполняя пространство между клетками. Свободные, не прикрепленные к субстрату промастиготы и мелкие эндомастиготы, а также недавно прикрепившиеся к поверхности ректальных желез жгутиконосцы лишены гликокаликса. Поверхность тела у этих жгутиконосцев имеет выраженную продольную складчатость (рис. 2, *1, 2, 4*).

Исследования в просвечивающем электронном микроскопе. Плазматическая мембрана жгутиконосцев, локализующихся вблизи стенки ректума хозяев, несет на своей наружной поверхности выраженный гликокаликс (рис. 3, *1, 2*; 4, *3*; см. вкл.). В местах скопления жгутиконосцев аналогичный по структуре и плотности материал заполняет практически все пространство между паразитами. Здесь же встречается тонковолокнистый матрикс, который часто ассоциирован со жгутиками *Proteomonas brevicula* (рис. 3, *3*) и в большом количестве присутствует внутри жгутиковых карманов паразитов (рис. 3, *4*; 4, *3*).

Прикрепление жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* к кутикулярной выстилке ректума клопов-хозяев осуществляется при помощи жгутика, который, выходя из жгутикового кармана, слегка расширяется и плотно прилегает к субстрату, полностью повторяя его рельеф (рис. 4, *1, 2*). В месте контакта плазмалемма жгутика

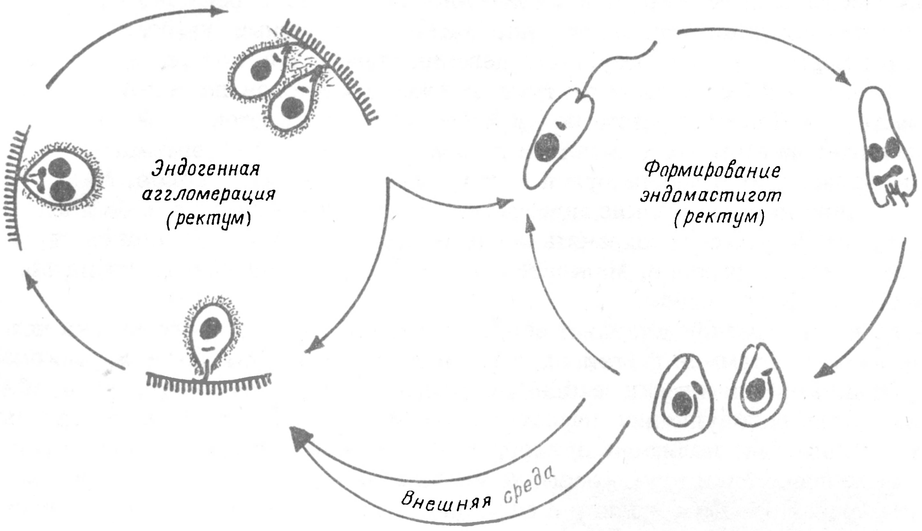

Рис. 5. Схема жизненного цикла жгутиконосца *Proteomonas brevicula*.

Fig. 5. Scheme of the life cycle of the flagellates *P. brevicula*.

формирует зональную полудесмосому (рис. 4, *1*, *2*). Между плазмалеммой расширенной части жгутика и жгутикового кармана формируются десмосомы. Внутрижгутиковый матрикс ундулиподии, выполняющей прикрепительную функцию, имеет тонкофибриллярную структуру (рис. 4, *2*). Параксиальный тяж у прикрепленных жгутиконосцев не выявляется. У свободных промастигот и мелких эндомастигот параксиальный тяж сохраняется. Аксонема следует вдоль всей длины прикрепленного к кутикулярной выстилке ректума жгутика. Рядом со жгутиковым карманом располагается довольно крупная вакуоль и ассоциированная с ней сеть каналов и мелких вакуолей (рис. 3, *1*; 4, *3*). По периферии клетки расположен разветвленный митохондрион (рис. 4, *3*). В большом количестве в цитоплазме присутствуют гликосомы и липидные включения (рис. 3, *1*, *2*; 4, *3*). Интерфазное ядро имеет типичное для трипаносоматид строение. У прикрепленных жгутиконосцев ядро и кинетопласт расположены на одном уровне и сдвинуты к заднему концу клетки (рис. 4, *3*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Основываясь на результатах исследования, цикл развития *P. brevicula* в хозяине можно представить следующим образом (рис. 5). Инвазионные стадии – мелкие эндомастиготы попадают в пищеварительную систему клопов-хозяев при питании последних на зараженном субстрате. В лабораторных условиях роль инвазионных стадий могут выполнять и промастиготы *P. brevicula*, однако ранее было показано, что в отличие от эндомастигот промастиготы *Proteomonas* не выдерживают даже кратковременного подсыхания субстрата (Фролов, Малышева, 1992). Следовательно, в естественных условиях заражение клопов промастиготами крайне маловероятно. В первые часы после заражения в передних отделах кишечника происходит трансформация эндомастигот в промастиготы. Последние транзитом проходят среднюю кишку клопов, сосредоточиваясь в ректуме. Все дальнейшее развитие *P. brevicula* протекает именно в этом отделе кишечника хозяев. Здесь жгутиконосцы прикрепляются к кутикулярной выстилке ректальных желез и интенсивно размножаются, постепенно заселяя свободные участки эпителия. В течение первых 6 сут в результате делений образуются, по-видимому, только промастиготы. На 7-е сутки в ректуме зараженных клопов появляются мелкие эндомастиготы. Таким образом, по крайней мере часть клеток *Proteomonas brevicula* начинает на этом этапе делиться с образованием мелких эндомастигот так, как это происходит в лабораторной культуре штамма NBrB (Фролов, Малышева, 1989б). С этого момента мелкие эндомастиготы начинают выводиться во внешнюю среду, где до 10 сут могут сохранять инвазионность и служить источником заражения новых хозяев (Фролов, Малышева, 1992). Передача инвазии осуществляется контаминативным способом.

Большой интерес представляет вопрос о природе двух морфологически четко различающихся штаммов *P. brevicula* и их месте в жизненном цикле жгутиконосцев. Стадии, морфологически сходные с эндомастиготами из штамма NBrA, обнаружены в микропопуляциях паразитов, заселяющих поверхность ректальных желез клопов. Ими являются прикрепленные промастиготы. Наличие крупной вакуоли вблизи стенки жгутикового кармана, характерный необычайно развитый структурированный гликокаликс и способность размножаться длительное время (до 7 сут) без формирования мелких эндомастигот указывают на то, что именно эти стадии могут выделяться в культуру как штамм NBrA. То, что в лабораторной культуре жгутиконосцы представлены эндомастиготами, а не промастиготами, вероятно, следует объяснять отсутствием необходимого субстрата для их прикрепления. Тот факт, что крупные эндомастиготы не могут заражать новых хозяев и не выделяются в культуру из экскрементов зараженных клопов, указывает на то, что это, вероятнее всего, узкоспециализированные стадии, выполняющие в жизненном цикле паразитов функцию их эндогенной агломерации. Только после того как численность жгутиконосцев в ректуме клопов хозяев достигает определенной критической величины (паразиты сплошным ≪ковром≫ покрывают поверхность ректальных желез), в популяции протеомонад появляются стадии, характерные для жгутиконосцев из штамма NBrB. С этого момента во внешнюю среду начинают выводиться мелкие эндомастиготы – стадии развития *P. brevicula*, наиболее приспособленные для переживания неблагоприятных условий (Фролов, Малышева, 1992). Эти жгутиконосцы легко выделяются в культуру из экскрементов клопов и способны заражать новых хозяев. У трипаносоматид, формирующих высокоспециализированные расселительные стадии – цистоподобные амастиготы, наблюдается сходная структура цикла развития с той разницей, что обе фазы цикла обычно пространственно разобщены. При этом в передних отделах кишечника прикрепляющиеся к эпителию кишечника хозяина или свободноплавающие жгутиконосцы интенсивно размножаются, формируя относительно мономорфную микропопуляцию паразитов, а в задних отделах кишечника или в других органах хозяев в гетероморфных микропопуляциях трипаносоматид образуются специализированные расселительные стадии жгутиконосцев (Фролов и др., 1991; Mehlhorn e. a., 1979; Tieszen e. a., 1985, 1989).

У *Proteomonas brevicula* оба штамма жгутиконосцев легко выделяются в культуру и могут длительное время культивироваться, сохраняя свою индивидуальность. Следует, однако, отметить, что при раздельном культивировании штаммов в течение года и более в штамме NBrA может происходить спонтанное появление мелких эндомастигот и промастигот, а в штамме NBrB – крупных эндомастигот, т. е. происходят реверсии к исходному типу культуры, содержащей оба штамма жгутиконосцев. Ранее было показано, что у другого вида из рода *Proteomonas* (*P. inconstans*), имеющего сходный цикл развития в культуре, жесткой изоляции штаммов, подобных штаммам NBrA и NBrB у *P. brevicula*, не происходит (Подлипаев и др., 1990). В качестве гипотезы, объясняющей этот феномен, мы рассматриваем возможность опосредованного влияния на паразитов некоторых особенностей биологии их хозяев. В частности, культура *P. brevicula* была выделена из кишечника зимующей особи *Nabis brevis*. Вполне возможно, что наличие двух хорошо морфологически и физиологически обособленных штаммов жгутиконосцев, способных длительное время сохранять свою индивидуальность, объясняется особыми условиями среды их обитания в этот период, которая может обладать теми или иными селективными свойствами. Примером выраженного влияния физиологического состояния хозяина на особенности развития низших трипаносоматид служит паразит–хозяинная система, объединяющая комаров и критидий (Clark e. a., 1964). В кишечнике куколки комара *Culiseta incidens* были обнаружены неподвижные округлые безжгутиковые клетки, находящиеся на разных стадиях деления. Причем в кишечнике предкуколок еще присутствовали подвижные жгутиконосцы, но уже через 24 ч после окукливания они утрачивали подвижность и сосредоточивались в просвете кишки куколки. Через 15 мин после превращения куколки в имаго в кишечнике хозяина снова обнаруживались только подвижные жгутиконосцы.

Жизненный цикл с двумя морфологически различающимися линиями клеток и с двумя различными типами эндомастигот описан у *Leishmania chagasi* в кишечнике москита *Lutzomyia longipalpis* (Lainson, Shaw, 1988). Мелкие неделящиеся эндомастиготы, попадая в кишечник москита, дают начало мелким промастиготам, которые делятся и дают начало метациклическим формам. Вторая линия клеток – это крупные сильно вакуолизированные эндомастиготы, которые претерпевают по крайней мере два деления и дают начало очень крупным неделящимся промастиготам. Крупные промастиготы не способны заражать хозяев, и их функция, так же как и взаимоотношения между двумя линиями клеток, остаются неясными. Авторы высказывают предположение, что крупные эндомастиготы и промастиготы играют некую роль в установлении определенных физиологических условий в кишечнике москита, важных для развития метациклических промастигот.

Сильно развитый структурированный гликокаликс, обнаруженный нами у клеток из штамма NBrA и у прикрепленных к стенке ректума промастигот *Proteomonas brevicula*, ранее у низших трипаносоматид не описывался. Однако у некоторых высших трипаносоматид и лейшманий обнаружен аморфный материал карбогидратной природы, или, как его еще называют, фибриллярный матрикс, который покрывает скопления паразитов в кишечнике насекомых-переносчиков и, по-видимому, секретируется самими паразитами (Heywood, Molyneux, 1985; Mungomba e. a., 1989; Walters e. a., 1987, 1989). Более того, у *Leishmania donovani* этот матрикс выявляется и в лабораторной культуре жгутиконосцев (Christophers e. a., 1926).

Описанный в настоящей работе жизненный цикл жгутиконосцев из рода *Proteomonas* существенно отличается от жизненных циклов других представителей гомоксенных трипаносоматид, что еще раз подчеркивает обоснованность его выделения (Подлипаев и др., 1990). Сочетание морфологических форм жгутиконосцев, реализующееся по ходу цикла развития *Proteomonas*, и особенности тонкой организации их отдельных стадий сближают этих гомоксенных трипаносоматид с гетероксенными жгутиконосцами из рода *Leishmania*.

Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда, грант N R6R000.

Список литературы

Подлипаев С. А. Каталог мировой фауны простейших семейства Trypanosomatidae // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Т. 217. 175 с.

Подлипаев С. А., Фролов А. О., Колесников А. А. Proteomonas inconstans n. gen., n. sp. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae) паразит клопа Calocoris sexgutatus (Hemiptera: Miridae) // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 4. С. 339–346.

Фролов А. О. Жизненные циклы низших трипаносоматид – паразитов полужесткокрылых насекомых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987а. 19 с.

Фролов А. О. Жизненный цикл Leptomonas pyrrhocoris Z. (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) // Зоол. журн. 1987б. Т. 66. N° 1. С. 5–11.

Фролов А. О. Жизненный цикл Blastocrithidia miridarum (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) // Зоол. журн. 1987в. Т. 66, вып. 5. С. 655–661.

Фролов А. О., Малышева М. Н. Crithidia allae sp. n. и Crithidia brevicula sp. n. (Protozoa, Trypanosomatidae) из клопа Nabis brevis // Зоол. журн. 1989а. Т. 68, вып. 7. С. 5–10.

Фролов А. О., Малышева М. Н. Цикл развития паразитического жгутиконосца Crithidia brevicula (Trypanosomatidae) в лабораторной культуре // Цитология. 1989б. Т. 31, N° 8. С. 971–975.

Фролов А. О., Малышева М. Н. Электронно-микроскопическое исследование эндомастигот Crithidia allae (Trypanosomatidae) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 6. С. 5–10.

Фролов А. О., Малышева М. Н. Эндомастиготы – особый тип расселительных стадий трипаносоматид рода Proteomonas // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 351–354.

Фролов А. О., Скарлато С. О. Свето- и электронно-микроскопические исследования Leptomonas pyrrhocoris Z. (Trypanosomatidae) // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 1. С. 3–9.

Фролов А. О., Скарлато С. О. Локализация и способы закрепления жгутиконосцев Blastocrithidia miridarum в пищеварительном тракте клопов Adelphocoris quadripunctatus // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 481–487.

Фролов А. О., Скарлато С. О. Электронно-микроскопическое исследование жгутиконосцев Leptomonas jaculum из средней кишки клопа Nepa cinerea // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 5. С. 383–389.

Фролов А. О., Скарлато С. О., Шаглина Е. Г. Морфология цистоподобных клеток жгутиконосцев Leptomonas jaculum // Цитология. 1991. Т. 33, N° 10. С. 960–969.

Becker E. R. Observations on the morphology and life history of Herpetomonas muscae – domesticae in North American muscoid flies // J. Parasitol. 1923. Vol. 9. P. 199–213.

Christophers S. R., Shortt H. E., Barraud P. J. The morphology and life cycle of the parasite of Indian kala-azar in culture // Ind. Med. Res. Mem. 1926. Vol. 4. P. 19–53.

Clark T. B., Kellen W. R., Lindgren J. E., , Smith T. A. The transmission of Crithidia fasciculata Leger 1902 in Culiseta incidens (Thomson) // J. Protozool. 1964. Vol. 11. P. 400–402.

Heywood P., Molyneux D. H. Ultrastructure of the fibrous matrix surrounding cells of Trypanosoma melophagium // Cytobios. 1985. Vol. 44. P. 183–188.

Lainson R., Shaw J. Observations on the development of Leishmania (L.) Chagasi Cuncha and Chagas in the midgut of the sandfly vector Lutzomyia longipalpis (Lutz and Neiva) // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1988. Vol. 63. P. 134–145.

Lauge G., Nishioka R. S. Ultrastructural study of the relations between Leptomonas oncopelti (Noguchi and Tilden), Protozoa, Trypanosomatidae, and the rectal wall of adults of Oncopeltus fasciatus, Dallas, Hemiptera, Lygaeidae // J. Morphol. 1977. Vol. 154. P. 291–306.

McGhee B., Hanson W. Growth and reproduction of Leptomonas oncopelti in the milkweed bug Oncopeltus fasciatus // J. Protozool. 1962. Vol. 9. P. 488–493.

Mehlhorn H., Schaub G., Peters W., Haberkorn A. Electron microscopic studies on Blastocrithidia triatomae Cerisola et al., 1971 (Trypanosomatidae) // Tropenmed. Parasitol. 1979. Bd 30. S. 289–300.

Molyneux D. Vector-parasite relationships in the Trypanosomatidae // Adv. Parasitol. 1977. Vol. 15. P. 1–82.

Molyneux D. Host-parasite relationships of Trypanosomatidae in vectors // Current topics in vector research. Vol. 1. N. Y.: Praeger Publ., 1983. P. 117–148.

Mungomba L. M., Molyneux D. H., Wallbanks K. R. Host-parasite relationship of Trypanosoma corvi in Ornithomyia avicularia // Parasitol. Res. 1989. Vol. 75. P. 167–174.

Tieszen K., Molyneux D., Abdel-Hafez S. Ultrastructure of cyst formation in Blastocrithidia familiaris in Lygaues pandurus (Hemiptera: Lygaeidae) // Z. Parasitenkd. 1985. Vol. 71. P. 179–188.

Tieszen K., Molyneux D., Abdel-Hafez S. Host-parasite relationships and cysts of Leptomonas lygaei (Trypanosomatidae) in Lygaeus pandurus (Hemiptera: Lygaeidae) // Parasitology. 1989. Vol. 98. P. 395–400.

Wallace F. The trypanosomatid parasites of insects and arachnids // Exp. Parasitol. 1966. Vol. 18. P. 124–193.

Walters L., Modi G., Tesh R., Burrage T. Host-parasite relationship of Leishmania mexicana mexicana and Lutzomyia abonnenci (Diptera: Psychodidae) // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1987. Vol. 36. P. 294–314.

Walters L., Modi G., Chaplin G., Tesh R. Ultrastructural development of Leishmania chagasi in its vector, Lutzomyia longipalpis (Diptera: Psychodidae) // Am. J. Trop. Med. Hyg. 1989. Vol. 41. P. 295–317.

Wenyon C. Protozoology. London. 1926. P. 1563.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034 Поступила 27.01.1995

THE DEVELOPMENTAL CYCLE OF PROTEOMONAS BREVICULA (TRYPANOSOMATIDAE) IN THE PREDATORY BUGS OF THE FAMILY NABIDAE (HEMIPTERA)

M. N. Malysheva, A. O. Frolov

Key words: Trypanosomatidae, *Proteomonas*, life cycle, Nabidae.

SUMMARY

The life cycle of *Proteomonas brevicula* in the experimentally invasied bugs of the family of Nabidae was studied. It was shown, that the development of parasites takes place in the rectum of the hosts. The only endogenic agglomeration of parasites was observed during the first 7 days. Then the group of the flagellates, which localised on the surface of the rectal glands, forms the transmission stages – endomastigotes. Two types of the cellular cycles, which realised in the life cycle *Proteomonas brevicula* correspond to the cellular cycles of the two strains of the flagellates representing the laboratory cultures of the *Proteomonas*. The fine structure of the *P. brevicula* as well as the modes of attachment of the parasites to the cuticular intima of the rectum were examined with the transmission and scanning electron microscopes.

Вклейка к ст. М. Н. Малышевой, А. О. Фролова

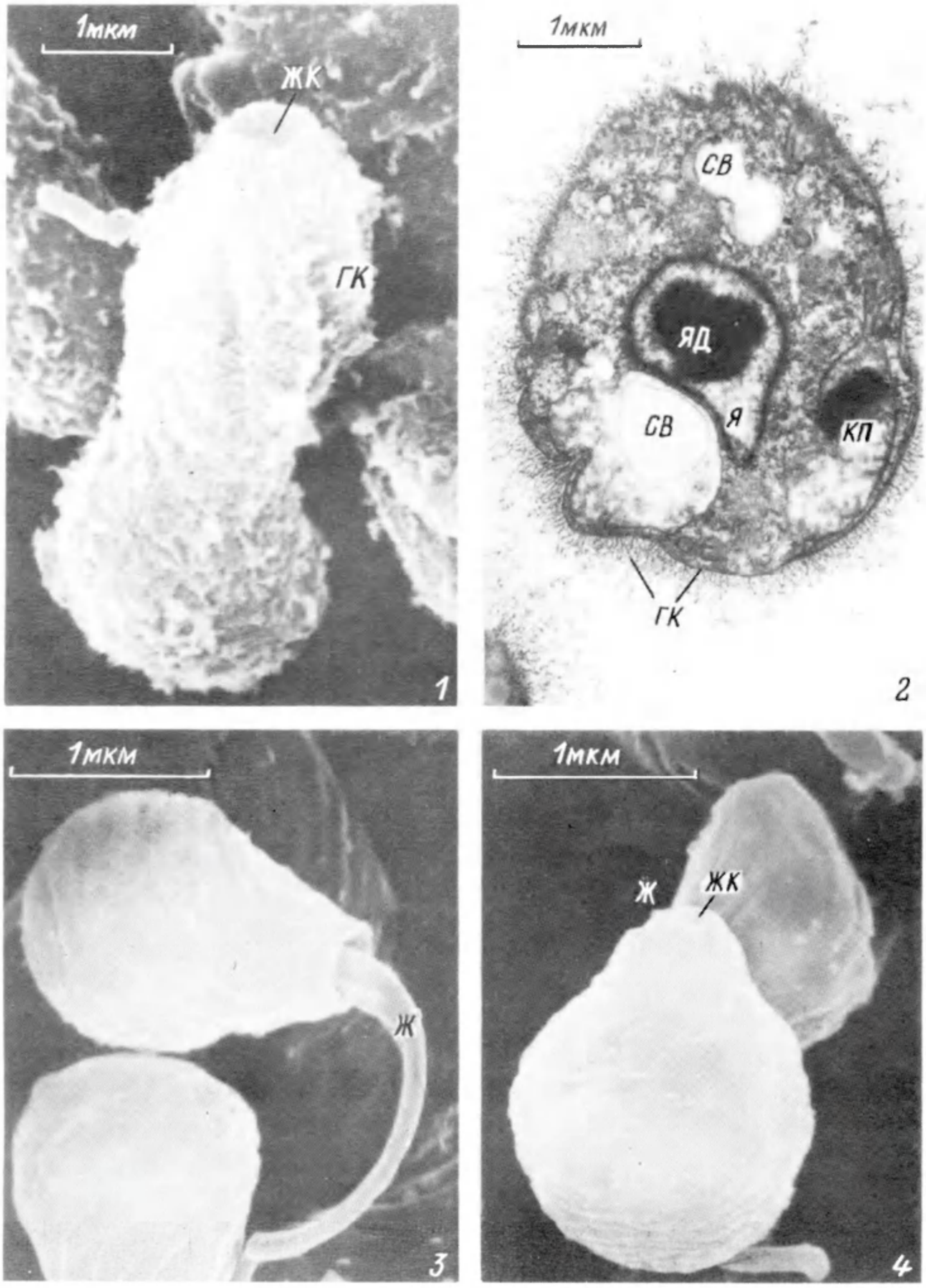

Рис. 1. Морфология жгутиконосцев *Proteomonas brevicula* в культуре.

1 – крупная эндомастигота, покрытая гликокаликсом (*ГК*) (сканирующий электронный микроскоп). *ЖК* – жгутиковый карман; *2* – крупная эндомастигота (просвечивающий электронный микроскоп). *КП* – кинетопласт, *СВ* – сократительная вакуоль, *Я* – ядро, *ЯД* – ядрышко, *3* – промастигота (сканирующий электронный микроскоп). *Ж* – жгутик; *4* – мелкая эндомастигота (сканирующий электронный микроскоп).

Fig. 1. Morphology of *P. brevicula* in the laboratory culture.

Вклейка к ст. М. Н. Малышевой, А. О. Фролова

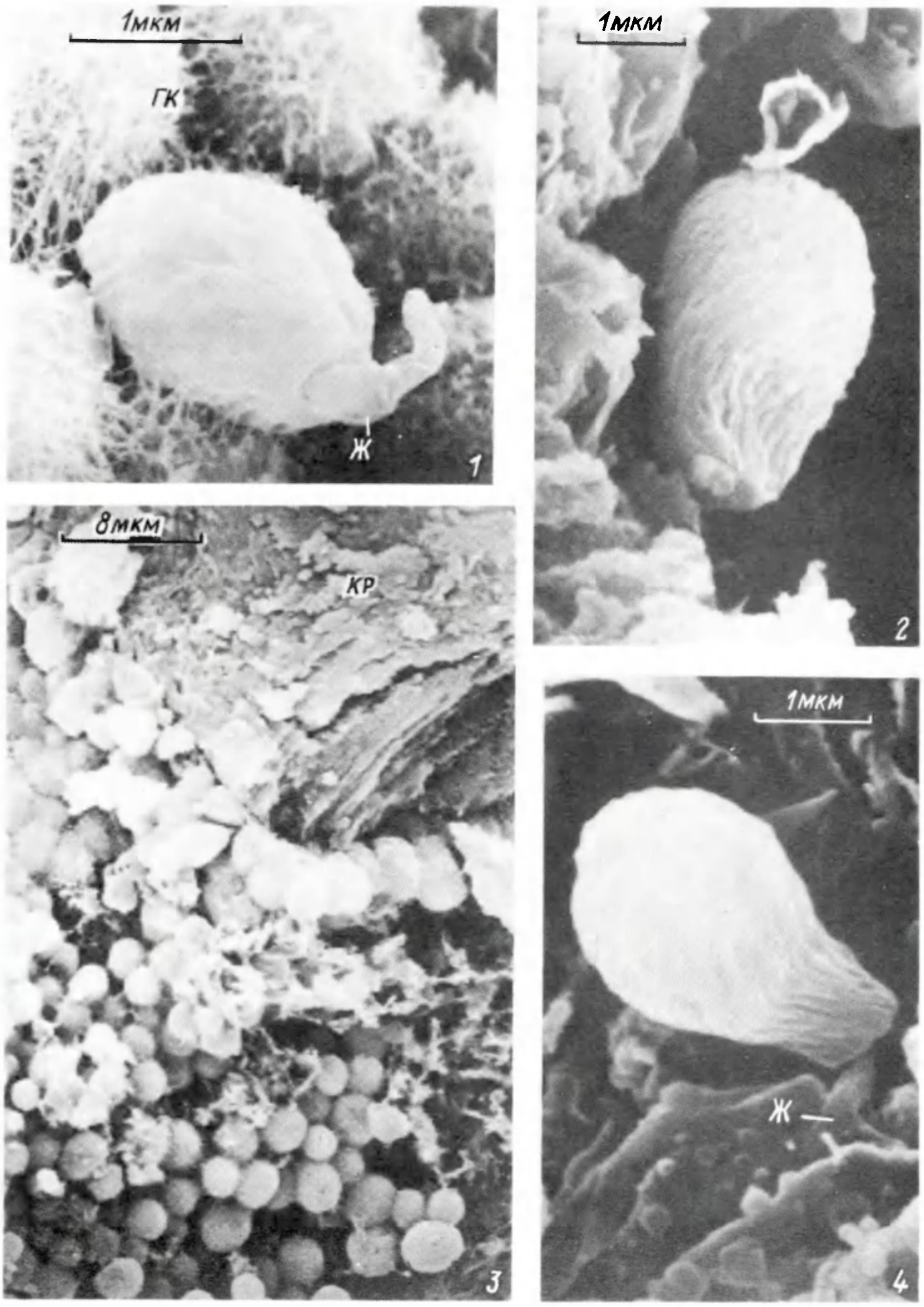

Рис. 2. *Proteomonas brevicula* в ректуме *Nabis brevis* (сканирующий электронный микроскоп).

1 – неприкрепленная промастигота, лишенная гликокаликса; *2* – мелкая эндомастигота, лежащая в просвете ректума; *3* – участок ректальной железы, покрытый клетками *P. brevicula. КР* – клетки ректума; *4* – промастигота с разветвленным жгутом, прикрепленная к кутикулярной выстилке ректальной железы.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. *P. brevicula* in the rectum of *Nabis brevis* (scanning electron microspore).

Вклейка к ст. М. Н. Малышевой, А. О. Фролова

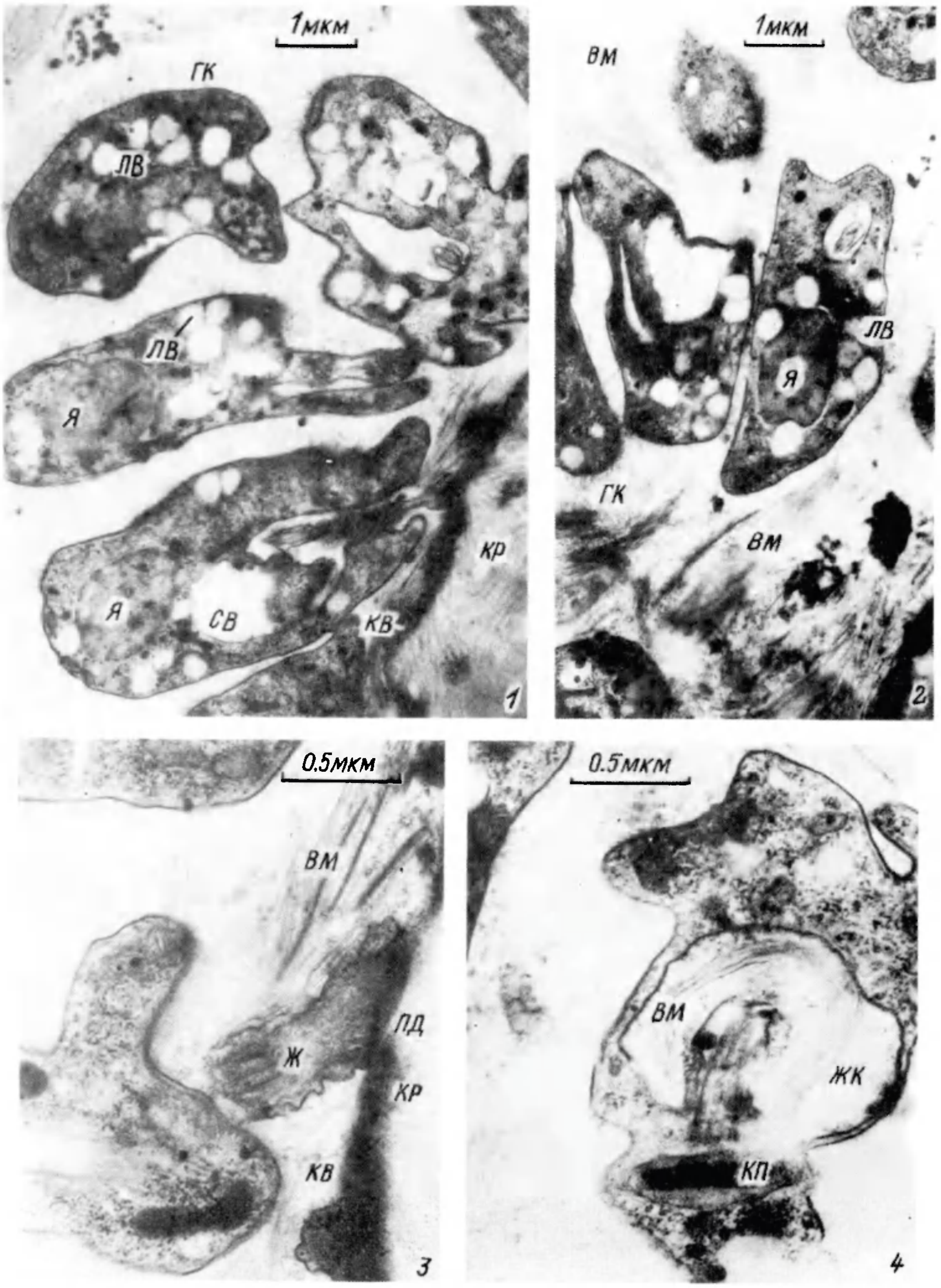

Рис. 3. *Proteomonas brevicula* в ректуме *Nabis brevis* (просвечивающий электронный микроскоп). *1* — жгутиконосцы, прикрепленные к поверхности ректальной железы. *КВ* — кутикулярная выстилка ректальной железы, *ЛВ* — липидные включения; *2* — жгутиконосцы, окруженные волокнистым матриксом (*ВМ*); *3* — волокнистый матрикс, ассоциированный со жгутиком *P. brevicula*. *ПД* — полудесмосома; *4* — волокнистый матрикс внутри жгутикового кармана *P. brevicula*. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 2.

Fig. 3. *P. brevicula* in the rectum of *Nabis brevis* (transmission electron microscope).

Влейка к ст. М. Н. Малышевой, А. О. Фролова

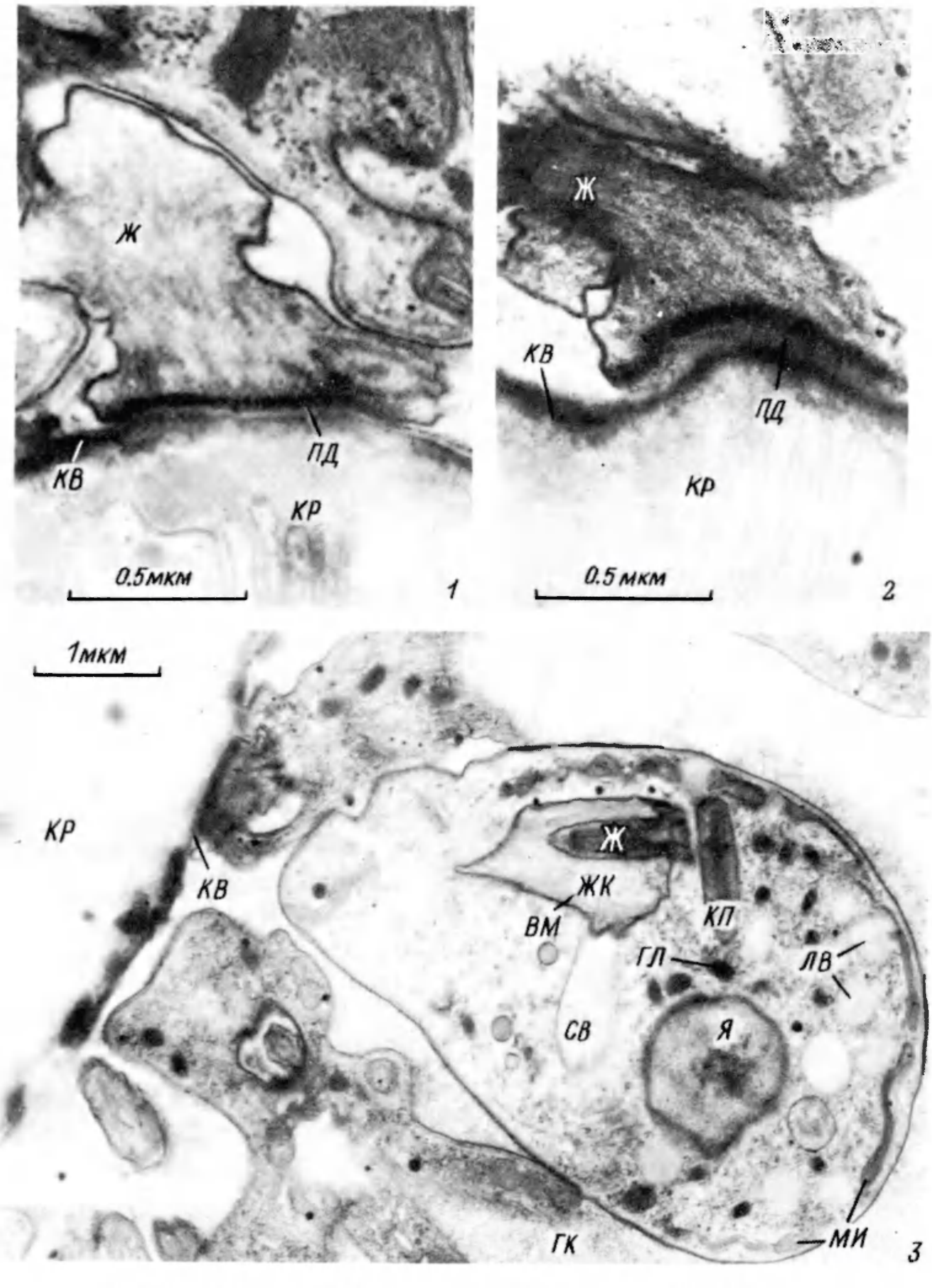

Рис. 4. Ультраструктура *Proteomonas brevicula* в ректуме *Nabis brevis*.

1, 2 – прикрепление *P. brevicula* к кутикулярной выстилке ректальной железы; *3* – продольный срез через жгутиконосца *P. brevicula*, прикрепленного к ректальной железе. *МИ* – митохондрион. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1–3.

Fig. 4. Ultrastructure of *P. brevicula* in the rectum of *Nabis brevis*.